圆唇散白蚁雌性补充生殖蚁不同发育阶段表皮长链碳氢化合物的变化

孔小红, 赵 莎, 郭晓慧, 谈彦玲, 王 凯, 杨 柳, 苏晓红, 邢连喜*

(西北大学生命科学学院, 西安 710069)

摘要:【目的】确定圆唇散白蚁 *Reticulitermes labralis* 补充生殖蚁不同发育阶段表皮长链碳氢化合物(cuticular long-chained hydrocarbons, CHCs) 的变化。【方法】人工隔离巢群饲养圆唇散白蚁 *R. labralis*,观测其翅芽型补充生殖蚁的分化时间和补充生殖蚁数量趋于稳定的时间,并采用气质联用仪(GC-MS)对补充生殖蚁不同发育阶段的表皮长链碳氢化合物变化趋势进行分析。【结果】随着补充生殖蚁的出现,每一巢群会逐渐形成稳定数量的具有生殖能力的生殖蚁。若蚁在分化为补充生殖蚁的第 8 天时,43.3% 的组补充生殖蚁数量趋于稳定,第 16 天时 83.3% 的组趋于稳定,第 25 天时 93.3% 的组趋于稳定,36 d 后 100% 的组趋于稳定。通过补充生殖蚁不同发育阶段中 CHCs 各峰面积与若蚁阶段相应峰峰面积的比值随发育阶段的变化趋势分析发现,在卵中没有检测到的保留时间为 38.52 min 的化合物在补充生殖蚁产 7 ~ 8 粒卵时峰面积比值是若蚁阶段的 14.14 倍;在卵中检测到的保留时间为 35.50 和 39.21 min 的峰面积比值在补充生殖蚁开始产卵后显著升高。【结论】CHCs 不能用来区分有无生殖能力的补充生殖蚁个体,但可以很好地用来区分补充生殖蚁个体与尚未转化为生殖蚁的若蚁个体;保留时间为 38.52 min 的化合物是补充生殖蚁的特有物质;保留时间为 35.50 和 39.21 min 的化合物可作为补充生殖蚁已经产卵的标志。

关键词: 圆唇散白蚁; 表皮长链碳氢化合物; 补充生殖蚁; 若蚁; 品级分化; 信息素

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2015)04-0375-07

Variations of cuticular long-chained hydrocarbons in different developmental stages of female neotenic reproductives of the subterranean termite *Reticulitermes labralis* (Isoptera: Rhinotermitidae)

KONG Xiao-Hong, ZHAO Sha, GUO Xiao-Hui, TAN Yan-Ling, WANG Kai, YANG Liu, SU Xiao-Hong, XING Lian-Xi* (College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract:【Aim】This study aims to find the time of establishment and maintenance of dominant reproductive status and the variations of relevant cuticular long-chained hydrocarbons (CHCs) in neotenic reproductives of *Reticulitermes labralis*.【Methods】Orphaned colonies of *R. labralis* were established in the laboratory. The time of establishment and maintenance of stable reproductive status for neotenic reproductives was determined via the differentiation observation. The variations of relevant CHCs in different developmental stages of neotenic reproductives were analyzed with gas chromatography-mass spectrometer (GC-MS).【Results】With the appearance of neotenic reproductives of *R. labralis*, each colony gradually had its dominant reproductives (stable reproductives). Colonies with stable reproductives accounted for 43.3%, 83.3%, 93.3% and 100% of the orphaned groups on the 8th, 16th, 25th and 36th day, respectively. By analyzing the peak area ratios (the peak area at each stage divided by the area of the corresponding peak at the nymphal stage) in different stages of neotenic reproductives, we found that the peak area ratio of the compound with the retention time of 38.52 min, which was not detected in eggs, was 14.14 times in reproductives laying 7 – 8 eggs as high as that in the nymphal stage, while the compounds with the retention time of 35.50 and 39.21 min, which were detected in eggs, had significantly increased peak area ratios after the reproductives began to lay eggs.【Conclusion】CHCs can not be used to discriminate fertile neotenics (neotenic reproductives that establish and maintain dominant reproductive status) from infertile neotenic reproductives (individuals

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170363); 西北大学研究生创新人才培养基金(YZZ12057)

作者简介: 孔小红, 女, 1989 年生, 甘肃临夏人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生理学, E-mail: 546167342@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lxxing@nwu.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-12-31; 接受日期 Accepted: 2015-03-05

with morph of neotenics, but unable to lay eggs in the colony) of *R. labralis*, although they can be used to discriminate neotenic reproductives from nymphs easily. The compound with the retention time of 38.52 min is a characteristic substance of reproductives. The compounds with the retention time of 35.50 and 39.21 min are characteristic substances of neotenic reproductives that have laid eggs.

Key words: *Reticulitermes labralis*; cuticular long-chained hydrocarbons; neotenic reproductives; nymph; caste differentiation; pheromone

昆虫表皮长链碳氢化合物(cuticular long-chained hydrocarbons, CHCs)的主要作用是防止水分蒸发、抵御环境胁迫,提供机械保护,帮助抵御病菌微生物、杀虫剂和其他潜在有害污染物的入侵,也是社会性昆虫个体识别的重要信息物质(Dietemann *et al*., 2003; Izzo *et al*., 2010; Gołębiowski *et al*., 2011)。昆虫的上表皮由混合的脂类组成,碳氢化合物是表皮蜡层的主要成分,在一些昆虫中碳氢化合物还是信息素合成的前体物质。碳氢化合物由绛色细胞合成,并被转运到脂肪体、生殖腺和上表皮(Schal *et al*., 1998)。

在一些社会性昆虫中所有的雌性个体都有生育潜能,但由于存在成虫行为调节作用(Monnin and Peeters, 1999),多数雌性个体处于不育状态,只有很少一部分雌性个体有生育活性,这种行为调节表明个体之间有种识别系统。在白蚁小巢群中蚁后通过直接的攻击来抑制新补充生殖蚁的产生,但在大巢群中蚁后不可能与巢群的每个个体直接接触,而是通过信息素来达到这种控制(Matsuura, 2012)。研究发现,有生育功能的蚂蚁个体产生的化学信号能告知同伴其生育力水平,工蚁也具有识别同伴卵巢发育活力程度的能力(Gobin *et al*., 1999; Monnin and Peeters, 1999)。

蚁后特有的信息素在巢群中有两种主要功能,一是使接受者改变一个特定行为,引起工蚁对蚁后的趋向性行为,确保蚁后和其产的卵受到工蚁的照顾,同时能使工蚁对巢群中的生殖竞争者有监督作用;二是抑制同伴的生育潜能(Hoover *et al*., 2003)。在蚂蚁群体中,有蚁后产的卵存在的情况下,蚁后的特殊信息素除了能使工蚁产的卵被移走外(Martin *et al*., 2002),还具有显示蚁后个体生育能力的作用(Cuvillier-Hot *et al*., 2004; Smith *et al*., 2009)。Hanus 等(2010)在简单原鼻白蚁 *Prorhinotermes simplex*、美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 和欧洲木白蚁 *Kalotermes flavicollis* 中发现,生殖个体分泌而不存在于非生殖个体的极性蛋白类分泌物(polar compounds of proteinaceous secretion)具有识别和调节品级分化功能。在内华达古白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 中发现生殖个体特有的 4 种多元不饱和烯烃可能是抑制新补充生殖蚁产生的物质(Liebig *et al*., 2009)。在日本的栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus* 中发现蚁后分泌的丁基丁酸盐(n-butyl-n-butyrate)和甲基丁醇(2-methyl 1-butanol)具有抑制新补充生殖蚁产生的作用,并且这两种物质在卵中的作用主要是吸引工蚁和抑制新补充生殖蚁产生(Matsuura *et al*., 2010)。红牛头犬蚁 *Myrmecia gulosa* 的工蚁通过区分个体表皮和下颌腺上存在的混合长链碳氢化合物识别有生育力的工蚁和蚁后。另外,阿根廷虹臭蚁 *Iridomyrmex humilis* 蚁后的尸体也具有抑制新蚁后产生的作用,而且只有交配后授过精的蚁后(inseminated queens)才会产生这种抑制信息(Vargo and Passera, 1991),说明蚁后产生的这种信息素能告知同伴自己的存在。Liebig 等(2000)在印度跳蚁 *Harpegnathos saltator* 中发现,CHCs 的变化与工蚁和蚁后的卵子形成有关,并作为一种生育信号,在蚂蚁群体中区分生殖个体与非生殖个体(Dietemann *et al*., 2003)。尽管有文献报道第二堆砂白蚁 *Cryptotermes secundus* 蚁后与工蚁 CHCs 差异明显(Weil *et al*., 2009),但白蚁补充生殖蚁不同发育阶段的 CHCs 变化与生殖行为关系尚无相关报道,本研究拟以我国分布广泛且危害严重的圆唇散白蚁 *Reticulitermes labralis* 为材料,通过检测其补充生殖蚁不同发育阶段表皮碳氢化合物,探讨白蚁补充生殖蚁分化过程中的 CHCs 变化趋势,确定 CHCs 与白蚁生殖地位的关系及雌性补充生殖蚁特有的信息物质。

1 材料与方法

1.1 白蚁的采集与培养

圆唇散白蚁于 2013 年 8 月采自西安市大兴善寺。从木结构中分离出所有白蚁个体,选取活力旺盛的个体进行实验。以 3 头雌性若蚁(6 - 7 龄)、1 头雄性若蚁(6 - 7 龄)和 25 头工蚁(5 龄以上)为一组,在含有 100 g 木屑的 30 mL 塑料瓶中培养(黑暗环境,22 ~ 26℃),定期用蒸馏水给白蚁提供水分。

设 400 个重复组，每天观察并记录各瓶中白蚁的形态变化。其中 45 组用于观察从开始饲养到实验结束补充生殖蚁数量变化情况，其余各组用于收集不同阶段的雌性补充生殖蚁和卵。根据个体形态变化和产卵情况将补充生殖蚁分化阶段分为 8 个：第 1 阶段，若蚁阶段（FN，6－7 龄若蚁）；第 2 阶段，刚蜕皮分化为补充生殖蚁（FNR，体色加深，头部有 4 条明显的条带）；第 3 阶段，分化为补充生殖蚁 2－3 d（MNR2D，形态上可发现其腹部变尖）；第 4 阶段，分化为补充生殖蚁 8－9 d（FNR8D）；第 5 阶段，分化为补充生殖蚁 16－17 d（FNR16D）；第 6 阶段，补充生殖蚁开始产卵（FNRE）；第 7 阶段，补充生殖蚁产 7～8 粒卵（FNR7E）；第 8 阶段，补充生殖蚁产的卵孵化出幼蚁（FNRL）。若蚁型补充生殖蚁雌性个体每个阶段取 30 头，每 10 头为一组提取 CHCs 化合物。采集的每组样品称重后放入 0.5 mL 离心管中于－70℃冰箱保存，供 CHCs 提取用。其中第 1 阶段和第 7 阶段由于数量不够均只收集到 20 头，第 6 阶段样品收集了 40 头。在收集第 7 阶段的补充生殖蚁后，另收集巢中的卵，共收集了 8.4 mg 卵，作为一组用于提取 CHCs 化合物。

1.2　样品 CHCs 提取

每一组样品分别放入 2 mL 离心管中，加入 700 μL 正己烷震荡提取 2 min，然后过滤杂质和虫体，将滤液在氮气下吹干，定容至 20 μL。取 1 μL 样品溶液进样，用气质联用仪（GC-MS）（Perkin Elmer Clarus® SQ8s）检测。选用色谱柱：Elite-5 MS（30 m ×0.25 mm（0.25 μm），不分流模式，载气流量为 1 mL/min，手动进样，柱温：80℃（保持 1 min），以 5℃/min 升到 290℃（保持 5 min），进样口温度为 260℃。MS 条件：质谱扫描范围为 35～600 Hz，溶剂延迟 5 min，70 eV。

1.3　数据分析

实验选择的 45 组中只有 30 组能明确观察记录到补充生殖蚁数量的变化过程，24 组能清楚地观察到补充生殖蚁阶段变化的整个过程。因此计算补充生殖蚁数量变化数据来自此 30 组数据，计算补充生殖蚁产卵时间数据均来自此 24 组数据记录。补充生殖蚁变化天数从刚看到若蚁蜕皮分化为补充生殖蚁时开始计算。GC-MS 分析会产生 103 个峰，根据 Dietemann 等（2003）的分析方法，我们选择存在所有样本上的相对峰面积大于 0.4% 的 22 个峰，然后将此 22 个峰的相对峰面积标准化到 100%，根据 Aitchison 公式转换为标准峰面积。

峰面积计算公式为：$Zij = \ln[Yij/g(Yj)]$。其中 Zij 代表个体 j 的第 i 个峰的标准峰面积，Yij 代表个体 j 的第 i 个峰峰面积，$g(Yj)$ 代表个体 j 的所有峰的几何平均数。

对这些变量进行方差齐性检验，剔除 22 个峰中方差不齐的 7 个峰，用 15 个方差齐的标准峰面积作为变量进行主成分分析。提取 3 个主成分分数变量作为后续判别式分析的变量。

2　结果

2.1　圆唇散白蚁隔离巢群补充生殖蚁的数量变化

圆唇散白蚁巢群个体隔离后，平均饲养 4.90 ± 3.35 d（平均值 ± *SD*，下同）时开始有补充生殖蚁产生。补充生殖蚁数量是一个动态变化过程，到补充生殖蚁产生的第 8 天时 43.3% 的组补充生殖蚁数量趋于稳定，第 16 天时 83.3% 的组补充生殖蚁数量趋于稳定，第 25 天时 93.3% 的组补充生殖蚁数量趋于稳定，36 d 后 100% 的组补充生殖蚁数量趋于稳定。从刚出现补充生殖蚁算起，到 24.44 ± 4.92 d时补充生殖蚁开始产卵（图 1），37.21 ±7.54 d 时补充生殖蚁产 7～8 粒卵。

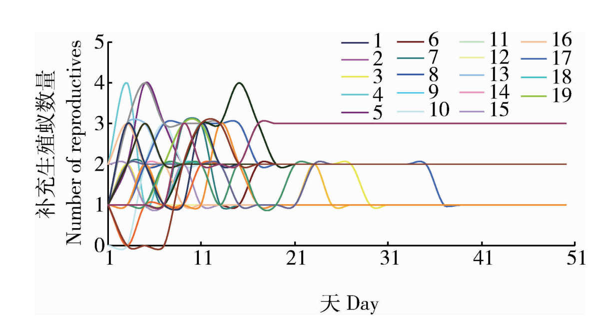


图 1　圆唇散白蚁补充生殖蚁个体数量随时间变化的趋势

Fig. 1　Change trend of the number of neotenic reproductives of *Reticulitermes labralis* with time

图中第 1 天为隔离后刚出现若蚁型补充生殖蚁的时间。不同颜色线条代表不同重复组，共 30 个组（图中仅显示 19 组）。此 30 组共观察 119 d，为方便观察前期补充生殖蚁数量变化趋势，本图未显示 51 d 后的曲线图。The first day is the appearance time of the neotenic reproductives after colony isolation. Different color lines stand for 30 replicates (only 19 replicates were showed in Fig. 1). These observations lasted 119 days. Fig. 1 does not show the curves after 51 days for the convenience of displaying early change trend in the number of reproductives.

2.2　CHCs 图谱与圆唇散白蚁补充生殖蚁发育阶段的关系

圆唇散白蚁的 CHCs 主要由烷烃和烯烃组成（图2）。对15个具有方差齐性的标准峰面积进行

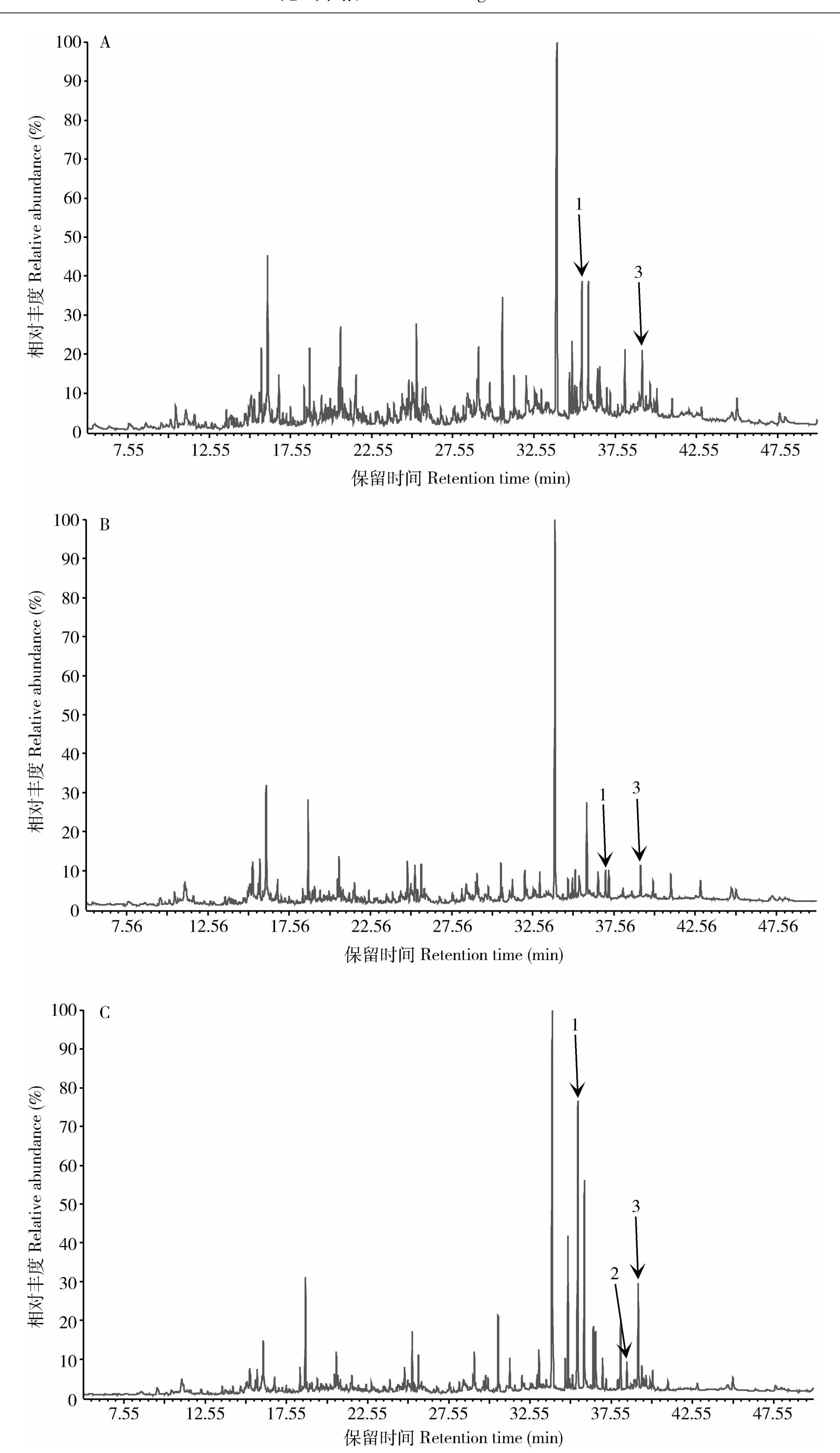


图 2　圆唇散白蚁补充生殖蚁不同阶段 CHCs 的 GC-MS 色谱图

Fig. 2　Chromatograms of CHCs from different neotenic stages of *Reticulitermes labralis* obtained by GC-MS

A：第 1 阶段 - 若蚁 The 1st stage - nymph；B：补充生殖蚁所产的卵 Eggs laid by neotenic reproductives；C：第 8 阶段，补充生殖蚁产卵且卵孵化出幼蚁 The 8th stage - eggs laid by neotenic reproductives hatched. 1 - 3：分别为保留时间为 35.50，38.52 和 39.21 min 的峰 Peaks with the retention time of 35.50，38.52 and 39.21 min，respectively.

判别式分析显示，函数 1（亦称典则变量 function 1）差异贡献率为 90.8%，函数 2（典则变量 function 2）差异贡献率为 5.4%（图 3）。雌性补充生殖蚁在不同阶段都有相似的 CHCs 图谱，前 3 个阶段聚集在一起，后 5 个阶段聚集在一起，在统计学上能很好地将前 3 个阶段与后 5 个阶段分开。前 3 个阶段与后 5 个阶段通过判别式分析能很好地解释变量的 90.8%。在分化为补充生殖蚁的第 16 天时 83.3% 的巢群组补充生殖蚁数量趋于稳定，也就是建立了优势生殖地位（dominant reproductive status），此时间属于第 5 个阶段，而图 3 中没有建立优势生殖地位的第 4 阶段与建立优势生殖地位的 5，6，7 和 8 阶段相重合。由此可以看出 CHCs 不能很好地区分建立优势生殖地位的补充生殖蚁和没有建立优势生殖地位的补充生殖蚁。第 1 个阶段为若蚁阶段，可以很好地与建立优势生殖地位的第 5，6，7 和 8 阶段相区分。因此，用 CHCs 能区分建立优势生殖地位的个体与还不是生殖者的若蚁（图 3）。

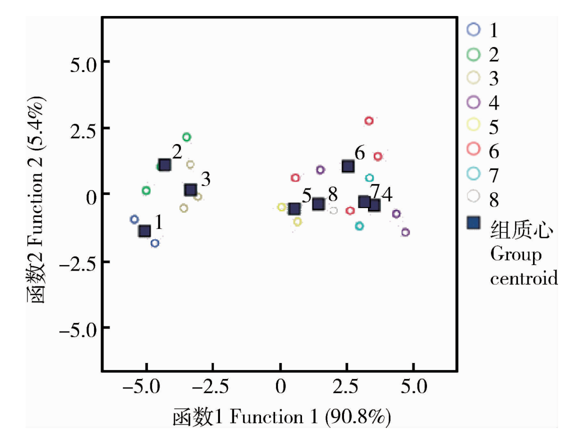


图 3　圆唇散白蚁雌性补充生殖蚁的 15 个表皮碳氢化合物判别式分析图

Fig. 3　Discriminant analysis of female reproductives of *Reticulitermes labralis* based on the relative proportion of 15 cuticular compounds

1：若蚁阶段 Nymphal stage；2：刚蜕皮分化为补充生殖蚁 Neotenic reproductives newly molted from nymphs；3：分化为补充生殖蚁 2 – 3 d 2 – 3 d after the neotenic reproductives appeared；4：分化为补充生殖蚁 8 – 9 d 8 – 9 d after the neotenic reproductives appeared；5：分化为补充生殖蚁 16 – 17 d 16 – 17 d after the neotenic reproductives appeared；6：补充生殖蚁开始产卵 Neotenic reproductives started laying eggs；7：补充生殖蚁产 7 ~ 8 粒卵 Neotenic reproductive laid 7 – 8 eggs；8：补充生殖蚁所产卵孵出幼蚁 Eggs laid by neotenic reproductives hatched. 括号中的百分率为差异率 Percentage in parentheses is variance rate.

2.3　圆唇散白蚁雌性补充生殖蚁不同阶段峰面积变化趋势

在 103 个峰中做峰面积比值（各阶段的峰的峰面积除以若蚁阶段的相应峰的峰面积）变化趋势图。为了便于观察和分析，我们在原始图中删除了峰面积变化平缓和不规律的峰。结果显示，保留时间为 38.52 和 35.50 min 的峰其面积上升趋势最明显，从第 2 阶段的若蚁到开始产 7 ~ 8 粒卵的第 7 阶段，峰面积比值为第 1 阶段若蚁的 14.14 和 7.04 倍，至补充生殖蚁产的卵孵出幼蚁的第 8 阶段峰面积变化基本趋于稳定（图 4）。保留时间为 38.52 min

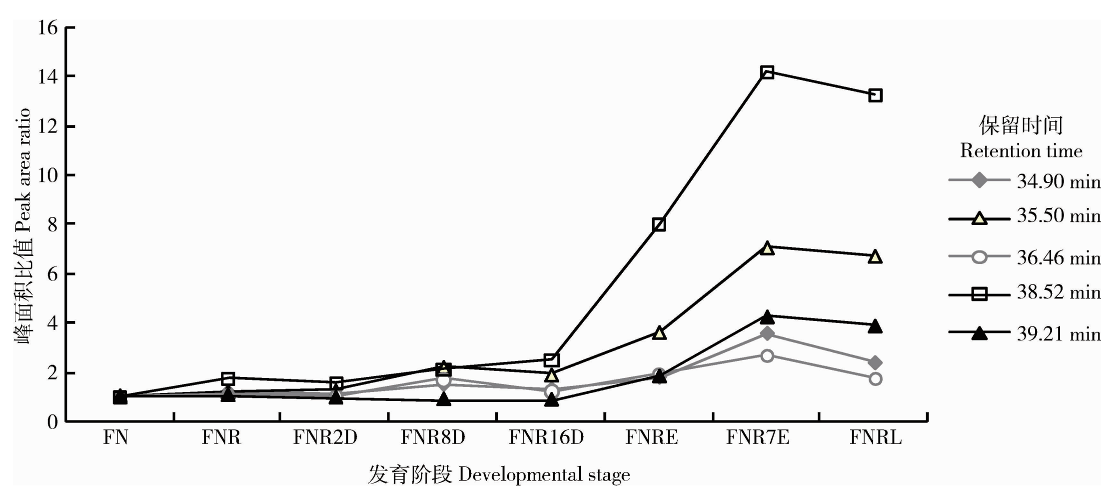


图 4　雌性若蚁分化成补充生殖蚁不同阶段的 CHCs 各峰面积比值变化趋势

Fig. 4　Change trend of the peak area ratio of CHCs in different stages of female neotenic reproductives of *Reticulitermes labralis*

峰面积比值 = 各阶段峰的峰面积/若蚁阶段的相应峰的峰面积 Peak area ratio = peak area at each stage/ the corresponding peak area at nymphal stage. 不同颜色和形状的线条代表不同保留时间的峰 Lines with different color and shape represent peaks with different retention time. FN：若蚁阶段 Nymphal stage；FNR：刚蜕皮分化为补充生殖蚁 Neotenic reproductives newly molted from nymphs；FNR2D：分化为补充生殖蚁 2 – 3 d 2 – 3 d after neotenic reproductives appeared；FNR8D：分化为补充生殖蚁 8 – 9 d 8 – 9 d after the neotenic reproductives appeared ；FNR16D：分化为补充生殖蚁 16 – 17 d 16 – 17 d after the neotenic reproductives appeared；FNRE：补充生殖蚁开始产卵 Neotenic reproductives started to lay eggs；FNR7E：补充生殖蚁产 7 ~ 8 粒卵 Neotenic reproductives laid 7 – 8 eggs；FNRL：补充生殖蚁所产的卵孵出幼蚁 Eggs laid by neotenic reproductives hatched.

的峰在各阶段中有 13% 的组相对峰面积小于 0.4%，因此没有纳入判别式分析，在若蚁阶段此峰峰面积很小，到补充生殖蚁产 7～8 粒卵的第 7 阶段峰面积比值为第 1 阶段若蚁的 14.14 倍，认为此峰应该是补充生殖蚁特有的物质，但在卵表面提取物中没有检测到此峰（图 2）。纳入 CHCs 的判别式分析的保留时间为 35.50 和 39.21 的两个峰在分化为补充生殖蚁 16 d 后的第 5 个阶段峰面积逐渐增大，到补充生殖蚁产 7～8 粒卵的第 7 阶段后趋于稳定，二者在整个阶段中呈现逐渐上升趋势（图 4）。并且这两个峰都存在于卵表面提取物中，但含量相对较少（图 2），因此认为这两个峰可作为补充生殖蚁产卵的标志，但其具体作用目前尚不清楚。其他化合物峰面积比例变化不明显。

3 讨论

隔离巢群的若蚁龄期、数量和巢群大小都会影响补充生殖蚁出现的时间（Wu *et al.*, 2013）。Wu 等（2013）在隔离饲养 6.6 ± 1.27 d 后发现有刚蜕皮的补充生殖蚁产生。而我们从野外采集的巢群在实验室短时间（4.90 ± 3.35 d）隔离饲养就会观察到刚蜕皮转变的补充生殖蚁，这种补充生殖蚁分化时间的差异，主要是因选用的若蚁数量、龄期和巢群个体数量差异引起的。实验中发现，巢群中数量相对少的群体出现新补充生殖蚁时间明显要短，这也有利于尽快建立新巢群。

在红牛头犬蚁 *M. gulosa* 和印度跳蚁 *H. saltator* 中根据 CHCs 可区分已生育个体和尚未生育个体（Liebig *et al.*, 2000；Dietemann *et al.*, 2003），说明生育个体与非生育个体的信息物质不同。圆唇散白蚁刚转变的补充生殖蚁从形态上很容易与若蚁区分，主要表现为体色角质层加深，头部有明显的 4 条深色条带。本实验根据 CHCs 不能区分已经建立优势生殖地位的补充生殖蚁与还没有建立优势生殖地位的个体，但可以区分建立优势生殖地位与不是补充生殖蚁的若蚁个体。在分化为补充生殖蚁的第 16－17 天时，83.3% 的补充生殖蚁建立稳定生殖地位，这个时间段也正好与白蚁补充生殖蚁卵巢中能很好地观察到聚卵黄卵母细胞的时间相近（另文发表），蚂蚁巢群中刚确立优势生殖地位的个体也有卵黄卵母细胞（yolky oocytes），而丧失生殖地位的个体没有卵黄卵母细胞（Liebig *et al.*, 2000）。因此，有聚卵黄卵母细胞的个体比没有聚卵黄卵母细胞的个体更容易建立优势生殖地位。

在内华达古白蚁 *Z. nevadensis* 中发现 4 种多元不饱和烯烃仅出现在生殖个体当中，这些化合物可能是抑制新补充繁殖个体产生的物质（Liebig *et al.*, 2009）。本研究发现在 83.3% 的巢群建立优势生殖地位时，保留时间为 38.52 的峰物质含量开始大幅增加，在卵和若蚁的提取物中没有检测到此峰，这很可能是补充生殖蚁特有的物质，但因技术原因尚不能确定此物质是否与 Leibig 的 4 种物质相同。保留时间为 35.50 和 39.21 min 的峰物质在补充生殖蚁产 7～8 粒卵的第 7 阶段后含量趋于稳定，并且在卵的提取物中也检测到这两个峰。根据峰面积在其产卵后显著增加的特性，将其确定为补充生殖蚁产卵的标志性物质，此两种物质具体作用尚不清楚。根据谱库匹配显示，保留时间为 38.52 和 35.50 min 的物质是烷烃，保留时间为 39.21 min 的是烯烃。目前已知烷烃和烯烃类 CHCs 与巢群同伴识别有关（Guerrieri *et al.*, 2009）。真社会昆虫群体的稳定性依赖于繁殖个体与非繁殖个体之间的信息交流（Keller and Nonacs, 1993），圆唇散白蚁这种产卵标志性物质是否具有稳定群体，像尼日尔毛蚁 *Lasius niger* 一样在蚁后和卵中含量高，工蚁中含量很低，用以抑制工蚁卵巢发育（Holman *et al.*, 2010），或者是具有其他功能还有待后续实验进一步验证。

CHCs 可能是蟋蟀类昆虫物种形成和生殖隔离（reproductive isolation）的重要特征（Simmons *et al.*, 2014），而在果蝇 *Drosophila* 中 CHCs 和挥发性信息素还提供一种味觉和嗅觉信号（Ferveur, 2010）。白蚁个体之间有整饰行为（allogrooming），补充生殖蚁需要工蚁的照顾，工蚁舔舐补充生殖蚁体表达到清洁效果，同时碳氢化合物通过巢群个体间的整饰行为被传播到群体中（程冬保，2013）。圆唇散白蚁巢群数量多，短时间能分化出大量补充生殖蚁，是巢群繁殖的主力军（Wu *et al.*, 2013），而且，个体间整饰行为频繁，巢群中优势补充生殖蚁的信息可能也是经整饰行为，通过嗅觉和味觉信号传递给巢群其他品级。这些与补充生殖蚁繁殖、发育相关的信息素物质，对研究圆唇散白蚁的品级分化、行为和防治方法提供了新的信息。

致谢　陕西和生发展食品贸易港有限公司提供实验相关仪器，两位审稿人提出了很好的建议，在此一并感谢。

参考文献（References）

Cheng DB, 2013. Progress in termite pheromones. *Acta Entomologica Sinica*, 56(4): 419–426. [程冬保, 2013. 白蚁信息素研究进展. 昆虫学报, 56: 419–426]

Cuvillier-Hot V, Lenoir A, Crewe R, Malosse C, Peeters C, 2004. Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. *Animal Behaviour*, 68(5): 1209–1219.

Dietemann V, Peeters C, Liebig J, Thivet V, Hölldobler B, 2003. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(18): 10341–10346.

Ferveur JF, 2010. *Drosophila* female courtship and mating behaviors: sensory signals, genes, neural structures and evolution. *Current Opinion in Neurobiology*, 20: 764–769.

Gobin B, Billen J, Peeters C, 1999. Policing behaviour towards virgin egg layers in a polygynous ponerine ant. *Animal Behaviour*, 58(5): 1117–1122.

Gołębiowski M, Boguś MI, Paszkiewicz M, Stepnowski P, 2011. Cuticular lipids of insects as potential biofungicides: methods of lipid composition analysis. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 399(9): 3177–3191.

Guerrieri FJ, Nehring V, Jørgensen CG, Nielsen J, Galizia CG, d′Ettorre P, 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2461–2468.

Hanus R, Vrkoslav V, Hrdý I, Cvačka J, Šobotník J, 2010. Beyond cuticular hydrocarbons: evidence of proteinaceous secretion specific to termite kings and queens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1684): 995–1002.

Holman L, Dreier S, d'Ettorre P, 2010. Selfish strategies and honest signalling: reproductive conflicts in ant queen associations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1690): 2007–2015.

Hoover SER, Keeling CI, Winston ML, Slessor KN, 2003. The effect of queen pheromones on worker honey bee ovary development. *Naturwissenschaften*, 90(10): 477–480.

Izzo A, Wells M, Huang Z, Tibbetts E, 2010. Cuticular hydrocarbons correlate with fertility, not dominance, in a paper wasp, *Polistes dominulus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(5): 857–864.

Keller L, Nonacs P, 1993. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Animal Behaviour*, 45: 787–794.

Liebig J, Eliyahu D, Brent CS, 2009. Cuticular hydrocarbon profiles indicate reproductive status in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(12): 1799–1807.

Liebig J, Peeters C, Oldham NJ, Markstädter C, Hölldobler B, 2000. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(8): 4124–4131.

Martin SJ, Jones GR, Chaline N, Middleton H, Ratnieks FLW, 2002. Reassessing the role of the honeybee (*Apis mellifera*) Dufour's gland in egg marking. *Naturwissenschaften*, 89(11): 528–532.

Matsuura K, 2012. Multifunctional queen pheromone and maintenance of reproductive harmony in termite colonies. *Journal of Chemical Ecology*, 38(6): 746–754.

Matsuura K, Himuro C, Yokoi T, Yamamoto Y, Vargo EL, Keller L, 2010. Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(29): 12963–12968.

Monnin T, Peeters C, 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, 10(3): 323–332.

Schal C, Sevala VL, Young HP, Bachmann JAS, 1998. Sites of synthesis and transport pathways of insect hydrocarbons: cuticle and ovary as target tissues. *American Zoologist*, 38(2): 382–393.

Simmons LW, Thomas ML, Gray B, Zuk M, 2014. Replicated evolutionary divergence in the cuticular hydrocarbon profile of male crickets associated with the loss of song in the Hawaiian archipelago. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(10): 2249–2257.

Smith AA, Hölldober B, Liebig J, 2009. Cuticular hydrocarbons reliably identify cheaters and allow enforcement of altruism in a social insect. *Current Biology*, 19(1): 78–81.

Vargo EL, Passera L, 1991. Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28(3): 161–169.

Weil T, Hoffmann K, Kroiss J, Strohm E, Korb J, 2009. Scent of a queen-cuticular hydrocarbons specific for female reproductives in lower termites. *Naturwissenschaften*, 96(2): 315–319.

Wu J, Su X, Kong X, Liu M, Xing L, 2013. Multiple male and female reproductive strategies and the presence of a polyandric mating system in the termite *Reticulitermes labralis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 60(4): 459–465.

（责任编辑：赵利辉）